ADANSONIA, ser. 2, 10 (1) 1970.

# LA FLORE TROPICALE TERTIAIRE DU SAHARA

par A. AUBRÉVILLE

Muséum - PARIS

J'ai dans des travaux déjà anciens[1] et d'autres récents[2] émis l'opinion que le Sahara avait été couvert à la période tertiaire, avant sa désertification, par une flore et des formations forestières tropicales semblables à celles que l'on trouve aujourd'hui en Afrique tropicale et équatoriale.

Cette flore tertiaire saharienne succédait à une flore crétacée à Gymnospermes, laquelle faisait suite à une flore jurassique à Filicales. Ces flores ont laissé des vestiges nombreux, surtout des bois silicifiés. Elles ont donné lieu à de nombreux travaux de paléontologistes, depuis FLICHE (1888) et FRITEL (1910-1926). Aujourd'hui la flore crétacée de la Lybie et de l'Égypte est en partie connue. A E. BOUREAU et ses collaborateurs, nous devons la connaissance de la riche flore crétacée en Gymnospermes des autres parties du Sahara. Dans cette flore mésozoïque déjà des Angiospermes entrent en compétition. Elles annoncent la flore tertiaire à laquelle nous nous intéressons ici. Dans des gisements de la fin du crétacé a été signalée la présence de dicotylédones typiques tropicales ou subtropicales : Lauracées, Magnoliacées, Annonacées, Hamamélidacées, Rutacées, Moracées, Protéacées, Diptérocarpacées, Ebénacées, Célastracées, Sterculiacées, Ternstroemiacées, Icacinacées.

Toutes les nombreuses découvertes faites depuis quelques années par BOUREAU et ses élèves apportent les preuves de l'occupation du Sahara tertiaire par une flore florestière tropicale typique apparentée à la flore tropicale actuelle.

Les plus récentes recherches de LOUVET et de KOENIGUER sur les bois fossiles du Tinrhert au Sahara algérien, dans la région de Fort Flatters, au sud du grand erg oriental, au nord du Hoggar, montrent au tertiaire, de l'éocène supérieur au néogène la présence d'une flore tropicale sur différents étages stratigraphiques comprenant des Légumineuses (*Afzelioxylon Kiliani*[3], *Leguminoxylon Menchikoffii*, *L. Bonneli*, *L. Schenkii*, *L. spp.*), des Combrétacées (*Combretoxylon euphorbioides*, *Anogeissuxylon Bussonii*) et des Méliacées (*Lovoaxylon princeps*, *Entandrophragmoxylon Normandii*, *E. mkrattaense*). La découverte de ces Méliacées est

1. Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale (1949).
2. Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, 9, 2 : 189-247 (1969).
3. = *Pahudioxylon Kiliani* (Louvet) Prakash, Boureau et Louvet.

particulièrement remarquable, puisqu'elles se rapportent à des genres actuels qui comptent parmi les plus grands arbres de la forêt dense humide guinéo-congolaise. Si l'on rapproche écologiquement *Anogeissuxylon Bussonii* de l'unique espèce africaine actuelle d'*Anogeissus*, laquelle caractérise des types de forêt sèche soudano-guinéenne, de savanes boisées et de bords de mares sahéliennes, on peut concevoir que des formations de savanes boisées à *Anogeissuxylon* alternant avec d'autres de forêt dense humide à *Entandrophragmoxylon* ont couvert le plateau de Tinrhert à différentes époques de l'oligocène au néogène. Les bois fossiles de Légumineuses peuvent caractériser des formations humides ou des formations sèches sans qu'il soit possible de préciser leur habitat.

Une autre espèce oligocène d'*Entandrophragmoxylon*, *E. Boureaui*, a également été signalée par Koeniguer et Louvet au Fezzan oriental, et dans le sud constantinois.

Louvet a conclu de l'existence de ces flores tertiaires fossiles, à un déplacement général durant l'Eo-oligocène *du sud vers le nord* d'une zone de forêt dense humide à *Entandrophragmoxylon Boureaui* bordant la Méditerranée de la Tunisie à l'Égypte, ceinturée vers l'intérieur du Sahara d'une zone de savanes boisées, déplacement qui suivait le retrait, vers le nord, de la Méditerranée à l'éocène inférieur.

Au néogène, la forêt dense humide se trouve au nord du Hoggar, à hauteur de Fort Flatters. Les deux espèces fossiles d'*Entandrophragmoxylon* semblent témoigner d'une migration *vers le sud*, sans qu'il soit possible d'indiquer son extension en longitude et latitude.

Remarquons d'autre part la distribution pansaharienne au tertiaire de deux genres fossiles de Sterculiacées.

Plusieurs espèces de *Sterculioxylon* ont été trouvées en Égypte ; *Sterculioxylon aegyptiacum* est signalé dans le Rio de Oro aux environs de Villa Cisneros, en Égypte et en Somalie, *Sterculioxylon Freulonii* en Libye. Le genre s'étend à l'Europe. Le genre *Dombeyoxylon* a également une vaste répartition saharienne : d'après la carte paléophytogéographique, dressée par Koeniguer, *Dombeyoxylon Owenii* est présent au Rio de Oro, en Afrique du Nord (Algérie, Syrie, basse Égypte), en Somalie ; *D. Monodii* dans le sud marocain (Tindouf) et au nord de Tombouctou. Il est à noter que le genre actuel *Dombeya*, caractéristique des savanes guinéo-soudanaises, existe dans une aire située très au sud des gisements fossiles de *Dombeyoxylon*.

Parmi les familles qui n'ont de représentants que dans la forêt dense humide actuelle, on peut citer celle des Myristicacées. Il est donc particulièrement intéressant de souligner le *Myristicoxylon princeps* décrit par Boureau du Sahara soudanais dans des couches crétacées faisant transition avec le tertiaire.

D'autres familles sont aujourd'hui décrites dans la flore saharienne tertiaire. Citons :

Rutacées : *Evodioxylon*. Plusieurs espèces en Égypte et en Libye.

Genre affine du paléotropical *Evodia. Rutoxylon Corneti* Boureau, post éocène du Sahara central.

Moracées : *Ficoxylon cretaceum* Schenk, oligène inférieur et miocène inférieur (en dépit du nom spécifique *cretaceum*), Tunisie, Libye, Sahara soudanais.

Euphorbiacées : *Euphorbioxylon Lefrancii* Boureau, éocène inférieur du Sahara algérien. *Bridelioxylon Arnouldi*i Koeniguer, oligocène de la Syrte.

Sapindacées : *Sapindoxylon sp.*, tertiaire du nord du Tibesti. *Sapindoxylon Almelai* Koeniger du Rio de Oro.

Guttifère : *Guttiferoxylon saharianum* Boureau, post éocène du Sahara central. *G. faregense* Krausel, miocène inférieur de l'Égypte.

Myrtacées : *Myrtoxylon secretans*, tertiaire du Sahara nigérien.

Combrétacées : *Anogeissuxylon Bussonii* Louvet, oligocène du Sahara algérien, de Libye et d'Égypte. *Terminalioxylon edengense* Boureau, post éocène du Sahara soudanais. *Combretoxylon euphorbioides* Louvet de l'Eocène supérieur du Sahara algérien.

Annonacées : *Annona assouaniana* Fritel, crétacé d'Égypte (description d'après des empreintes de feuilles). *Anonaspermum aegyptiacum* Chandler, Égypte moyenne (description d'après une graine). *Annonoxylon striatum* Boureau, post éocène du Sahara soudanais. *Annonoxylon edengense* Boureau, post éocène du Sahara soudanais.

Apocynacées (ou Asclépiadacées) — *Fezzania calanchoensis* Boureau, éocène oligocène, Fezzan oriental (description d'après un fruit).

Légumineuses : Les Légumineuses fossiles décrites sont nombreuses. Outre celles déjà citées à propos de la flore du Tinrhert, citons encore : *Caesalpinioxylon Quirogae* Schenk, Villa Cisneros, Rio de Oro ; *Pterocarpoxylon Arambourgi*i Boureau, éocène du Maroc.

Fagacées : Un *Quercoxylon Gevini*i Boureau, post éocène, a été reconnu au sud de Tindouf (Maroc saharien).

Palmiers : Peu de bois fossiles de palmiers ont été découverts. *Palmoxylon Aschersoni* Schenk du tertiaire d'Algérie, Libye, Égypte. *P. Aschersonii* Schenk du miocène d'Égypte. *Palmoxylon Monodi*i Boureau et Prakash, éocène du Sénégal. *Palmoxylon Cossoni* Fliche, pliocène de Tunisie.

Faut-il rapprocher cette pauvreté en palmiers fossiles (?) de la pauvreté relative en espèces arborescentes de palmiers de l'actuelle flore de forêt dense guinéo-congolaise. Les espèces fossiles de palmiers décrites en Europe sont au contraire nombreuses.

Il subsiste encore des reliques tertiaires vivantes de la flore saharienne au sommet des plus hautes montagnes du Sahara, c'est-à-dire des espèces affines de taxons tropicaux oro-africains actuels, découvertes par Bruneau de Miré et Quézel. Au Tibesti, dans les fumerolles du Toussidé, ils ont

trouvé trois espèces guinéennes : *Selaginella subcordata*, épiphyte commun des forêts denses, du Libéria au Gabon ; *Oldenlandia caespitosa*, à l'aire guinéenne ; *Oldenlandia toussidana* affine d'*O. goreensis* de la flore équatoriale africaine ; *Fimbristylis minutissima* affine *F. oligostachys* d'Abyssinie.

Dans les lappiaz culminaux du volcan miocène de l'Emi Koussi (Tibesti), ils ont reconnu plusieurs espèces appartenant à des lignées montagnardes africaines. Citons :

des Composées : *Helichrysum Monodianum* aff. *H. camerounense* du Mt Cameroun et d'*H. foetidum* du Mt Cameroun, d'Abyssinie et des Mascareignes ; *Dichrocephala tibestica* aff. d'espèces montagnardes africaines et malgaches.

des Graminées : *Festuca tibestica* vicariante de *F. abyssinica* (Mt Cameroun et Afrique orientale) ; *Avena tibestica* aff. *A. tachnanta* d'Afrique orientale ; *Agrostis tibestica* aff. *A. Pilgeriana* du Mt Kenya.

Une Rutacée afro-montagnarde trouvée par Quézel sur les pentes du Toussidé au Tibesti vers 2 200 m, *Galium uniflorum* est affine d'une espèce du Mt Cameroun, *G. spurium*.

Il est possible que dès la fin du miocène et au pliocène s'est produit le changement de rythme bioclimatique, qui a entraîné la disparition des flores tropicales sahariennes, humides et sèches, puis l'aridification du Sahara. Nous sommes alors parvenus à l'aube de la période quaternaire. C'est l'époque des grandes vagues glaciaires de l'hémisphère nord. Une flore méditerranéenne durant les phases humides du pléiostocène, migrant du nord au sud, vient coloniser les montagnes sahariennes et s'étend jusqu'à plus de 300 km au sud du Tibesti. Il n'en subsiste plus que quelques vestiges en voie probable d'extinction : un Cyprès (*Cupressus Duprezziana*), des *Erica arborea*, des éléments herbacés méditerranéens, un *Olea* (*O. Laperrini*), le Myrte, le Pistachier de l'Atlas. Ce sont les pollens qui aujourd'hui vont surtout permettre de reconstituer la flore quaternaire de type mélangé méditerranéen et tropical. Dans les paléosols on retrouve les traces des Tilleul, Noyer, Pin d'Alep, Cèdre de l'Atlas, Thuya de Berbérie, Chênes, Genevriers, Micocoulier, Erables, etc...

Au Hoggar, quelques espèces des alluvions paléistocènes n'appartiennent pas à la flore méditerranéenne de l'Afrique du Nord, mais se rapportent à une flore montagnarde euro-asiatique que Mme Van Campo estime d'origine tertiaire. C'est le cas des *Tilia*[1], *Taxus*, *Platanus*, Bétulacées (*Corylus*, *Ostrya*, *Betula*, *Alnus*), Ulmacées (*Ulmus*, *Zelkova*), Juglandacées (*Juglans*, *Pterocarya*), *Aesculus*.

Sauf le cas possible d'un transport de pollens par les courants aériens d'est, des forêts orientales vers le Sahara, la présence de ces pollens prouverait à la fin du Tertiaire l'existence de liaisons remarquables entre la flore asiatique tempérée montagnarde irano-caucasienne et la flore montagnarde saharienne, la première ayant conservé au Hoggar pléisto-

1. Le Tilleul avait déjà été reconnu (Loret 1892, cité par Boureau) dans la flore pharaonique par les inscriptions hiéroglyphiques.

cène un caractère relictuel. Puis la désertification s'est accentuée, chassant l'homme à son tour. Il y a seulement 3 ou 4 000 ans qu'elle semble à peu près achevée.

Ce qui est intéressant dans une étude de l'histoire de la végétation saharienne, c'est de constater la succession des flores qui, du crétacé à nos jours, c'est-à-dire peut-être sur plus de 125 millions d'années, aboutit dans une sorte de phase finale, au plus grand désert du monde. Elle nous apporte la preuve évidente des changements climatiques considérables survenus sur un continent massif qui, à l'exception de la phase de transgression de la mer cénomanienne — laquelle fut peut-être à l'origine de la disparition de la flore crétacée à Gymnospermes —, fut toujours largement perméable aux variations de l'emprise des flores.

Peut-on conclure, ainsi que nous l'avons suggéré, à une époque du tertiaire, au *glissement d'ensemble du nord vers le sud* de la flore des Angiospermes tropicales, c'est-à-dire du nord de l'Afrique et du Sahara vers les emplacements actuels de la flore équatoriale. Ou bien faut-il plutôt croire à une extinction sur place de cette flore, consécutive à un assèchement? La prospection des bois et pollens fossiles sahariens est encore à un état trop peu avancé pour pouvoir apporter des certitudes dans ce domaine d'un glissement vers le sud ou d'une extinction sur place. Ce qui est sûr en tout cas c'est que les résultats acquis depuis quelques années par le Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Paris, dirigé par le Professeur Boureau, montrent l'intérêt de ces recherches paléontologiques sahariennes. Elles gagneront encore en précision avec le progrès des études anatomiques des bois tropicaux et de la palynologie de la flore tropicale, dont autrefois la connaissance encore incomplète pouvait faire naître des réserves sur la valeur des rapprochements et déterminations effectués.

## Bibliographie des bois fossiles tertiaires du Sahara


Batton G. — Contribution à l'étude anatomique et biostratigraphique de la Flore du continental intercalaire saharien. Publ. C. R. Zones arides C.N.R.S. Geol. **6** : 6-95 (1965).

Boureau E. — Étude paléoxylologique du Sahara : *Dombeyoxylon Monodii*, des environs de Tindouf et de l'Azaouad. Bull. Mus. Hist. Nat. **2** (5) : 639-646 (1949).

— Étude paléoxylologique du Sahara. Présence du *Quercoxylon Gevinii* au sud de Tindouf (Sahara occidental). Bull. Mus. Hist. Nat. **2** (21) : 414-418 (1949).

— Étude paléoxylologique du Sahara : *Leguminoxylon Menchikoffii*. Bull. Mus. Hist. Nat., ser. 2, **23** : 331-338 (1951).

— Étude paléoxylologique du Sahara. Sur un nouveau bois minéralisé, *Euphorbioxylon Lefrancii*, récolté en Algérie, au N-O de Fort Flatters. Ibid., ser. 2, **23** : 706-712 (1951).

— Contribution à l'étude paléoxylologique de l'Afrique du Nord : *Pterocarpoxylon Arambourgii* dans les phosphates yprésiens de Khouribga (Maroc). Bull. Mus. Hist. Nat. **23** (5) : 552-557 (1951).

— Étude paléoxylologique du Sahara : *Leguminoxylon ersanense*, Ersane (Sahara soudanais). Ibid., **25** (3) : 353-359 (1953).

— *Annoxylon striatum* (Sahara soudanais). Bull. Soc. Géol. Fr. **20** : 293-397 (1950).

— *Myristicoxylon princeps* (Sahara soudanais). Ibid. **22** : 523 (1950).

— *Guttiferoxylon saharianum* (Sahara central). Ibid. **24** : 594 (1952).

— *Annoxylon edengense* (Sahara soudanais). Bull. Mus. Hist. Nat. **26** : 286 (1954).
— *Terminalioxylon edengense*. Bull. Soc. Géol. Fr. **27** : 247 (1955).
— Sur la paléocarpologie de l'Afrique nord équatoriale et sur un nouveau fruit tertiaire du Fezzan oriental (*Fezzania calanchoensis*). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. **28** : 558-564 (1956).
— *Sterculioxylon Freulonii* Boureau Bull. Mus. Hist. Nat. **29, 1** : 112-121 (1957).

Boureau et Monod Th. — Sur l'âge des couches à *Ficoxylon cretaceum* Schenk en Afrique. C. R. Soc. Géol. Fr. **13** : 294-295 (1949).

Koeniguer J. C. — Sur un bois fossile du continental terminal en Tinrhert (Sahara central) : *Leguminoxylon Schenkii*. 90ᵉ Congr. Soc. Savantes : 333-345 (1965).
— Sur un bois fossile de l'oligocène de Dor el Abd (Syrte) : *Bridelioxylon Arnoul-dii*. 91ᵉ Congr. des Soc. savantes (1966).
— Sur la présence de *Dombeyoxylon Oweni* dans le territoire de la Syrte. Ibid. (1966).
— Sur la présence *Sapindoxylon sp.* dans le tertiaire du nord du Tibesti. Ibid. (1966).
— Sur une Méliacée fossile nouvelle du tertiaire de l'Algérie (Tinrhert) : *Lovoaxylon princeps*. Ibid. (1966).
— Étude paléoxylologique du Rio de Oro : *Sapindoxylon Almelai*, *Caesalpinioxylon* aff. *Quirogae* Schenk, *Dombeyoxylon Oweni* (Carr.) Krausel. Notas y Comns. Inst. Geol. y Minero de España, **96** : 39-66 (1967).

Koeniguer, J. C. et Louvet P. — Étude paléoxylologique du Sahara : sur la présence d'une Méliacée dans le tertiaire du Fezzan oriental : *Entandrophragmoxylon Boureaui* Louvet. The Palaeo botanist.

Louvet, P. — Sur un Acajou fossile du Tertiaire d'Algérie : *Entandrophragmoxylon Boureaui*. 88ᵉ Congr. des Soc. savantes, **2** : 493-504 (1963).
— Sur une Combrétacée fossile nouvelle du Tinrhert (Algérie) : *Anogeissus Bussoni*. 89ᵉ Congr. des Soc. savantes : 281-301 (1964).
— Sur une Légumineuse fossile nouvelle du Tinrhert : *Afzelioxylon Kiliani*. 90ᵉ Cong. des Soc. savantes : 317-332 (1965).
— Sur une Méliacée fossile nouvelle du Tinrhert : *Lovoaxylon princeps*. 91ᵉ Congr. des Soc. savantes (1966).
— Sur une Combrétacée fossile nouvelle du Tinrhert : *Combretoxylon euphorbioides*. 92ᵉ Congr. des Soc. savantes (1967).
— Sur deux Méliacées fossiles nouvelles du Tinrhert : *Entandrophragmoxylon Normandii*, *Entandrophragmoxylon mkrallaense*. Comité des travaux historiques et scientifiques. Mém. de la section des Sc. : 92-111 (1968).

Prakash, Boureau E., Louvet P. — Les plans ligneux convergents et la nomenclature de bois de Légumineuses tertiaires du Sahara et d'Asie. Taxon : 505-509 (1967).

### Pollens pleistocènes sahariens

Bruneau de Miré Ph. et Quézel P. — Sur quelques aspects de la Flore résiduelle du Tibesti : les fumerolles du Toussidé et les lappiaz volcaniques culminaux de l'Emi Koussi. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord **50** : 126-145 (1959).

Van Campo. — Quelques pollens pléistocènes nouveaux pour le Hoggar. C. R. Acad. Sc. Paris : 1297-1299 (1964).

Van Campo M., Aymonin G., Guinet P., Rognon P. — Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes **7, 1** : 169-194 (1964).

Van Campo M., Cohen J., Guinet P., Rognon P. — Flore contemporaine d'un gisement de mammifères tropicaux dans l'Atakor. Pollen et Spores **7, 2** : 361-371 (1965).

Van Campo M., Guinet P., Cohen J., Dutil, P. — Nouvelle flore pollinique des alluvions pléistocènes d'un bassin versant sud du Hoggar. C. R. Acad. Sc. Paris : 487-490 (1966).
— Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes. Pollen et Spores **9, 1** : 107-120 (1967).